

姜楠, 韩博文, 林春晶, 等. 作物杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(8): 1762-1771.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.08.017

## 作物杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位研究进展

姜楠<sup>1,2</sup>, 韩博文<sup>1,2</sup>, 林春晶<sup>2</sup>, 吴松权<sup>1</sup>, 张春宝<sup>1,2</sup>

(1. 延边大学农学院, 吉林 延吉 133002; 2. 农业农村部杂交大豆育种重点实验室/吉林省农业科学院大豆研究所, 吉林 长春 130033)

**摘要:** 杂种优势利用是提升作物产量、抗逆性和品质的重要手段之一, 目前杂种优势已被广泛应用于杂交育种研究中。随着分子生物学、基因工程、高通量测序技术等的高速发展, 研究人员在不同层面不断探索作物杂种优势的遗传基础, 杂种优势数量性状基因座(Quantitative trait locus, QTL)定位与相关基因挖掘研究是其中的重要方面, 对解析杂种优势分子机理具有重要的理论意义。本文对玉米、水稻、大豆等主要农作物中已定位的株型、粒质量及产量等杂种优势相关 QTL 或克隆基因的类型、功能及分子机理进行阐述和总结, 以期通过结合现代分子生物学技术与高通量组学数据分析技术, 深度解析作物杂种优势遗传基础, 为推动杂种优势高效利用提供参考。

**关键词:** 作物; 杂种优势; 基因克隆; QTL 定位

**中图分类号:** S334.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)08-1762-10

## Research progress on the mining of heterosis-related genes and QTL mapping in crops

JIANG Nan<sup>1,2</sup>, HAN Bo-wen<sup>1,2</sup>, LIN Chun-jing<sup>2</sup>, WU Song-quan<sup>1</sup>, ZHANG Chun-bao<sup>1,2</sup>

(1. College of Agriculture, Yanbian University, Yanji 133002, China; 2. Key Laboratory of Hybrid Soybean Breeding of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

**Abstract:** Heterosis utilization is an effective method for increasing crop yield, improving resistance and quality. At present, heterosis has been widely applied in hybrid breeding. With the rapid development of molecular biology, gene engineering and high-throughput sequencing technology, researchers have been exploring the genetic basis of crop heterosis from different dimensions. Among those, quantitative trait locus (QTL) mapping and heterosis-related genes discovering are the most important aspects of heterosis, which are helpful for understanding the molecular mechanism of heterosis. Therefore, this paper described and summarized the types, functions and molecular mechanisms of QTLs or cloned genes related to heterosis, such as plant type, grain weight and yield, which had been located in corn, rice, soybean and other major crops, aiming to provide a reference for in-depth analysis of the genetic basis of crop heterosis and promote the efficient utilization of heterosis through the combination of modern molecular biological technology and high-throughput omics data analysis.

**Key words:** crop; heterosis; gene cloning; quantitative trait locus (QTL) mapping

收稿日期: 2022-12-21

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(U21A20215); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-04); 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2021RCY032)

**作者简介:** 姜楠(1998-), 女, 辽宁庄河人, 硕士研究生, 主要从事大豆杂种优势利用研究。(E-mail) 1225180279@qq.com

**通讯作者:** 张春宝, (E-mail) cbzhang@cjaas.com; 吴松权, (E-mail) arwsq@ybu.edu.cn

杂种优势是指具有不同遗传性状的 2 个纯系父母本杂交产生的子代(即杂交种)在抗逆性、抗病性、适应性、品质和产量等方面均优于父母本的生物现象<sup>[1]</sup>。杂种优势在玉米(*Zea mays*)、水稻(*Oryza sativa*)、油菜(*Brassica napus*)和棉花(*Gossypium spp*)等作物中被广泛应用, 为世界粮食安全提供了重要保障<sup>[2]</sup>。杂种优势具有增产效果明显、植株生

长茂盛、易于推广等优点,但是杂种优势的遗传基础研究进展较为缓慢<sup>[3]</sup>。研究人员虽然在杂种优势方面已经做了大量理论研究,提出了一些经典假说,但杂种优势是连续的、由多对等位基因以及多种基因控制,其理论研究和实践应用等方面仍存在问题,例如如何明确不同杂种优势等位基因的效应值、非等位基因在表达上如何调控、如何评估作物生长发育中的环境因素等,需要深入探索。

## 1 作物杂种优势利用概述

Shull<sup>[4]</sup>于1908年发现玉米异花授粉杂交后代的产量相较于自交后代有明显提高,于是提出将杂交作为一种育种手段,并首次以“杂种优势”的概念取代“杂合子”。早期玉米品种主要为开放授粉品种,但由于单交种玉米产量比开放授粉品种产量高50%~100%<sup>[5]</sup>,如今商业玉米品种几乎全部为单交种<sup>[6]</sup>。袁隆平于20世纪70年代开启了水稻杂种优势利用的先河,杂交稻产量相较于自交系产量提高了10%~20%,实现水稻现代育种的重要突破<sup>[7]</sup>。此外,杂交育种也广泛应用于其他农作物,如油菜<sup>[8]</sup>、棉花<sup>[9]</sup>、大豆(*Glycine max*)<sup>[10]</sup>等。目前杂种优势现象虽普遍存在于农作物中,但对其遗传基础的研究大多停留在假说层面,缺少深刻而全面的认识。

## 2 作物杂种优势遗传模型

作物杂种优势从20世纪30年代开始被广泛推广和应用。在此过程中,随着分子生物学、基因工程及高通量测序等相关技术迅速发展,研究人员从不同层面探索杂种优势机理,并不断提出和修正关于杂种优势遗传基础的理论和假说。

显性假说认为双亲等位基因中存在少量隐性基因,并将隐性基因定义为不利基因,在杂交一代( $F_1$ )中来自于亲本之一的显性基因发挥有利作用遮盖来自另一亲本的隐性基因,从而表现出杂种优势,所以双亲的显性基因越多,所产生的杂种优势越强<sup>[11-14]</sup>。当杂交后代不断进行自交后,隐性基因纯合概率增加,容易显现出有害性状,其遗传效应为2个基因的叠加效应。例如,Xiao等<sup>[15]</sup>和Li等<sup>[16]</sup>分别利用水稻重组自交系的回交群体进行研究,发现杂合子的杂种优势均低于纯合子,并通过不同效应数量性状基因座(Quantitative trait locus, QTL)占比分析,将杂种优势归因于完全显性效应占据主导地位。但随着研究不

断深入,也逐渐出现这一假说无法解释的现象,例如,Birchler等<sup>[17]</sup>通过观察发现,经过多代改良的2个玉米自交系产生的子代杂种优势并未降低。

19世纪初Shull<sup>[4]</sup>提出超显性假说,此假说认为基因杂合位点的贡献大于纯合位点,基因型不同的2个配子结合后相互刺激而促进作物生长发育,进而产生杂种优势。目前已经有多篇报道证明超显性假说的存在:例如,番茄(*Solanum lycopersicum*)中的同源基因 *SFT*<sup>[18]</sup>以及水稻中的同源基因 *Hd3a*<sup>[19]</sup>在产量杂种优势中表现出很强的超显性效应,控制水稻株型的基因 *IPAI*<sup>[19]</sup>在单位面积产量和每株粒质量性状上,同样表现出很强的超显性效应。

显性假说和超显性假说均针对等位基因之间的相互关系进行分析,忽视了非等位基因对杂种优势的影响。上位效应解释的是非等位基因间的相互作用,是指2个位点的基因之间存在相互作用,在2个自交系亲本杂交后,2个不同等位基因的相互作用使得杂交后代表现出更加优异的性状。例如,Minvielle等<sup>[20]</sup>和Schnell等<sup>[21]</sup>通过分析带有添加基因的双基因座模型,将多重基因结合到一起以确定定量性状,并在 $F_1$ 中观察到杂种优势。Yu等<sup>[22]</sup>通过优良水稻杂交种中覆盖整个基因组的QTL分子连锁图研究杂种优势遗传基础,发现上位效应是杂种优势遗传基础的主要因素。Wolf等<sup>[23]</sup>通过研究玉米杂交自交系发现上位效应有助于特定杂交种杂种优势的表达。

上述假说虽能解释杂种优势的部分遗传基础,但仍存在局限性。例如,单一假说不能解释受多位点控制的数量性状的杂种优势;等位基因间的杂合性不能解释多倍体间的杂种优势现象等。随着现代分子生物学和组学技术的发展,杂种优势相关QTL和基因被不断定位和挖掘,这为研究人员充分揭示杂种优势遗传基础提供了更有力的理论支撑。

## 3 主要农作物杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位

### 3.1 玉米杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位

玉米是最早被发现利用杂种优势的农作物<sup>[5]</sup>。目前杂交玉米种植面积不断扩大,是研究杂种优势遗传基础的模式作物。玉米基因组较大,重复序列较多,这给基因的定位和克隆增加了难度。但随着现代分子生物学技术的发展,研究人员已成功定位、

克隆了一批玉米杂种优势相关 QTL 和基因。

Taguchi-Shiobara 等<sup>[24]</sup>利用转座子标签技术成功克隆了 *FEA2* 基因,随后 Bommert 等<sup>[25]</sup>利用玉米重组自交系通过突变体筛选法证实 *FEA2* 基因可以调控穗行数的提高,CLAVATA 受体样蛋白 FASCI-ATEAR2 的变化导致花序分生组织大小和籽粒行数增加。这些研究结果表明,调节基本的干细胞增殖控制途径有可能提高作物产量。潘振远<sup>[26]</sup>利用重测序及基因序列比对分析,克隆了 *ZmSMK9* 基因和 *ZmSRL5* 基因。其中, *ZmSMK9* 基因只包含 1 个外显子,产生 1 个长度为 2 025 bp 的编码序列,编码 1 个包含 674 个氨基酸的 P-type PPR 蛋白,其等位测验结果表明 *ZmSMK9* 为控制玉米籽粒发育的功能基因,其蛋白质定位于线粒体, *ZmSMK9* 作用于线粒体基因 *nad5* 的内含子 1 和内含子 4 剪切,该基因突变后,导致 *nad5* 的内含子 1 和内含子 4 剪切率下降,从而影响了线粒体复合体 I 的正常组装,导致其活性下降,即氧化磷酸化途径受阻,供应籽粒发育的能量不足,从而导致籽粒变小。然而, *ZmSRL5* 基因能提高植株抗旱、耐盐性,通过维持叶片蜡质晶体结构、分布及正常表皮通透性来提高抗旱、耐盐性,保证植株正常生长发育,从而提高产量。曹晓良等<sup>[27]</sup>以 NX531×SIL8 建立了一个由 200 个族组成的  $F_{2:3}$  群体。采用复合区间作图方法对 8 个产量相关性状进行 QTL 和显著互作对的鉴定,检测到轴粗和粒深的 QTL 分别命名为 *qCD-4.1*、*qKD-1.1*,前者以负向加性效应为主,后者以正向加性效应为主,进而影响玉米产量。Jiang 等<sup>[28]</sup>通过单核苷酸多样性 (SNP) 分子标记多态性分析发现与粒长相关的 *qkL1a*、*qkL2a*、*qkL5a* 等 7 个 QTL 位点均与加性效应、显性效应和上位效应相关。彭倩等<sup>[29]</sup>在染色体片段上检测到与行粒数和产量相关的 QTL 各一个,分别为 *HKPR7b*、*hGY7b*,研究结果表明单片段代换系的测交群体对杂种优势位点具有更高的检测效率。Zhou 等<sup>[30]</sup>利用近等基因系将控制粒质量的 QTL 位点 *qGW1.05* 定位在玉米 1 号染色体的 1.1 Mb 区域,预测了候选基因并提供了用于分子标记辅助选育的标记。Chuck 等<sup>[31]</sup>通过研究发现 *ub3* 基因与穗行数、穗分支数的 QTL 紧密连锁,对父母本进行分析,结果表明, *ub3* 基因的多个突变独立调控雄性和雌性花序的发育,从而影响玉米籽粒产量。Liu 等<sup>[32]</sup>利用 3 组具有代表性的玉米杂交组合形成的 5 360 个

杂交二代 ( $F_2$ ) 群体株系进行研究,发现一个杂种优势位点中包含 *ub3* 基因,该基因与水稻 *OsSPL14* (*IPA1*) 基因同源,是调控玉米雄穗分枝数及影响玉米产量的重要基因。Shi 等<sup>[33]</sup>基于筛选相应的分离群体和对染色体片段代换系的研究,在大约 1.98 Mb 的区域发现了与穗宽度相关的杂种优势位点 *hlEW2b*。Li 等<sup>[34]</sup>利用基因编辑技术和转基因技术验证了 2 个现代育种选择基因 *ZmEMF1L1* 和 *ZmKW10* 以及 1 个分化基因 *ZmKOB1* 的作用, *ZmEMF1L1* 和 *ZmKW10* 可以明显延迟开花, *ZmKOB1* 通过调节穗的发育来促进产量杂种优势,为玉米杂交种父本与母本杂种优势群的遗传改良、强优势杂交种的选育及全基因组选择育种技术的开发提供了坚实的理论基础与基因资源。Gong 等<sup>[35]</sup>开发了一个约有 20 000 个个体的回交群体来筛选重组体,并精细定位、图位克隆 (Map-based cloning, MAP) 了与玉米的籽粒、果穗形态相关的关键候选基因 *ZmKL9*,进一步通过候选基因的重测序分析、候选基因关联分析以及荧光素酶试验结果发现并证明了 *ZmKL9* 5' 非翻译区 (Untranslated region, UTR) 中的 TE1 转座子是影响 *ZmKL9* 表达的关键功能位点,并利用基因敲除及过表达材料证实了 *ZmKL9* 正向调控玉米籽粒及果穗产量。*ZmKL9* 过表达系中衍生的杂交种籽粒粒长及粒质量显著增加,同时玉米果穗的穗长、穗质量以及穗粒数显著增加,揭示了 *ZmKL9* 具有提高玉米产量的重要育种价值。Wang 等<sup>[36]</sup>利用中国经典杂交玉米品种郑单 958 的双亲郑 58 和昌 7-2 构建了遗传群体,定位并克隆到一个影响玉米叶片形态等多个田间性状的主效基因 *ZmLNG1*,研究发现,昌 7-2 中 *ZmLNG1* 存在一个 6 kb 的缺失,造成 *ZmLNG1* 与旁邻基因发生了融合,破坏了 *ZmLNG1* 和 *ZmTON1* 蛋白之间的相互作用,研究者发现 *ZmLNG1* 可作为媒介连接另一类调控植物器官形态的蛋白质 (Ovate family proteins, OFPs) 和 *ZmTON1* 蛋白,并且影响 OFPs 的磷酸化水平,研究提示 TTP (TON1/TRM/PP2A) 蛋白复合体调控植物细胞与器官形态的作用可能与去磷酸化过程相关,并且发挥去磷酸作用的底物之一可能是 OFPs,该研究结果表明 TTP 复合物在玉米器官发育中发挥着重要作用。

玉米粒质量及籽粒大小等农艺性状影响着玉米籽粒产量的形成,是玉米杂交育种工作中的重要改



良目标,与农艺性状相关的杂种优势基因和 QTL 都具有复杂的调控网络,影响植株生长发育的各个阶段,同时在研究时经常发现一个 QTL 位点与多个性状相关,例如, *ZmKL9* 基因同时影响玉米籽粒形态和果穗形态。杂种优势位点并不独立,存在相互作用。因此,鉴定杂种优势相关基因及 QTL 位点不但可以为解析杂种优势机理提供依据,而且可以为选育玉米优良杂交种提供理论基础。

### 3.2 水稻杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位

近年来,水稻杂种优势遗传基础研究成为研究热点,研究人员主要从基因表达与杂种优势、QTL 位点与杂种优势、QTL 互作与杂种优势等方面进行探索,开展了一系列相关研究。

Song 等<sup>[37]</sup>发现一个控制水稻粒宽和质量的数量性状基因 *GW2*,其编码 E3 泛素连接酶活性的环状蛋白,在泛素蛋白酶体途径的蛋白质降解中发挥作用, *GW2* 功能的丧失使细胞数量增加,导致水稻产生更大、更宽的颖壳,并加快籽粒灌浆速率,导致籽粒宽度、质量和产量的增加。He 等<sup>[38]</sup>精细定位了位于 2 号染色体上的与水稻产量杂种优势相关的 QTL 位点 *qGY2-1*,并克隆了具有调控穗数、穗粒数和千粒质量功能的 *LPK* 基因。Shomura 等<sup>[39]</sup>克隆了位于水稻 5 号染色体上控制粒宽的 *qSW5* 基因,通过精细定位、互补试验和关联分析发现 *qSW5* 的缺失会导致库大小显著增加,外颖细胞数目增多引起粒宽增加,且 *qSW5* 基因缺失导致粒宽显著增加。Huang 等<sup>[40]</sup>克隆了直立穗高产基因 *DEP1*, *DEP1* 通过提高分生组织活性、促进细胞增殖,使节间变短、穗直立,最终增加产量。Wang 等<sup>[41]</sup>对含有 *EP* 基因的  $F_2$  杂交群体进行研究,并运用基于 MAP 的克隆方法发现 *EP* 基因不仅影响直立圆锥花序的农艺性状,还通过增加次级分支的数量和二级分支上的籽粒数量增加产量。Zha 等<sup>[42]</sup>从野生稻中克隆了 1 个包含 8 个富亮氨酸重复受体样激酶(*LRK*)基因的基因簇,使田间增产 16.00%;将其导入籼稻中可导致穗数、每穗颖花数、每粒质量和细胞生长增加,使谷物总产量增加 27.09%。Jiao 等<sup>[43]</sup>克隆并发现水稻中的 *IPA1* 基因可以改变植株结构并增加产量,其编码 OsSPL14 受 *OsmiR156* 调控,该研究结果证实了 OsSPL14 中的点突变扰乱了 *OsmiR156* 定向调节,产生具有分蘖数减少、抗倒伏性增加、产量提高的水稻理想植株。另一研究发现, *IPA1* 具有提高水

稻产量和增强对稻瘟病抗性的双重功能,发生磷酸化修饰的 *IPA1* 可以结合到免疫调控基因 *WRKY45* 的启动子区域而激活其表达,从而使水稻产生对稻瘟病的免疫反应<sup>[44]</sup>。Ookawa 等<sup>[45]</sup>使用染色体片段代换系,确定了一个有效的秆强度 QTL 位点,命名为 *SCM2*, *SCM2* 能增加茎的强度且能提高穗粒数,通过 QTL 分析结合定位克隆鉴定 *SCM2* 抗倒伏基因是提高水稻抗倒伏性和整体生产力的有效途径。Yan 等<sup>[46]</sup>利用 2 套近等基因系群体克隆了 *Ghd8* 基因,可调节控制分蘖和分枝的关键基因 *MOC1*,导致水稻分蘖数和一级、二级分枝数增加,使单株产量提高 50.00%。*Ghd8* 在拟南芥中异位表达导致开花提前 10 d,与其同系物 *AtHAP3b* 在长日照条件下观察到的情况相似,这些研究结果表明 *Ghd8* 和 *AtHAP3b* 在拟南芥开花中的保守功能,证实了 *Ghd8* 在水稻产量形成和开花中的重要作用,以及长日照条件下 *Ghd8* 通过调节 *Ehd1*、*RFT1* 和 *Hd3a* 表达使水稻和拟南芥延迟开花。Qiao 等<sup>[47]</sup>用 *N*-甲基-*N*-亚硝基脲处理水稻进而诱导 *dep3* 突变体,发现 *dep3* 突变体的穗形从开花至完全成熟均为直立;而野生型的穗形在开花后开始下垂, *DEP3* 突变还调节了其他特性,包括圆锥花序、籽粒形状和每个圆锥花序的籽粒数,并基于 MAP 的克隆结果将 *DEP3* 鉴定为候选基因,预测其可以编码 PLA2 超家族蛋白,能为水稻育种提供新资源。翁小煜<sup>[48]</sup>对水稻 9 号染色体着丝粒附近一个同时控制抽穗期、株高和穗粒数的主效 QTL 基因 *Ghd7* 进行克隆和功能研究,发现其在长日照条件下表达增强,导致植株增高、抽穗延迟、茎秆粗壮抗倒伏、穗粒数增多,从而提高单株产量。Li 等<sup>[49]</sup>经研究发现水稻 *RH8* 基因可以同时调控每穗小花数、株高、开花期、分蘖数等性状进而调控产量,并克隆了 *RH8* 基因。Wang 等<sup>[50]</sup>通过对 2 155 种水稻 *ARE1* 基因进行分析,发现其中的 *are1-1* 位点功能丧失突变导致衰老延迟,可在氮限制条件下增强氮利用效率,并将产量提高了 10.00%~20.00%。Wang 等<sup>[51]</sup>成功从水稻高产杂交种广两优 676(广占 63-4S×福恢 676)  $F_2$  群体中克隆、解析了杂种优势基因 *GW3p6*,并确认该基因是造成水稻杂交种广两优 676 高千粒质量性状的主要因素。将来自雌性系广占 63-4S 的 *GW3p6* 等位基因导入雄性自交系福恢 676,产生近等基因系 NIL-FH676:: *GW3p6*。与福恢 676 相比, NIL-FH676:: *GW3p6* 的籽粒产量显著提

高。欧阳亦聃<sup>[52]</sup>对不同水稻品种不同发育时期中的 *OsHsp20* 基因进行了系统的表达聚类分析,结果表明 *OsHsp20* 基因在营养生长期和生殖生长期差异表达,*OsHsp20* 家族在杂交种汕优 63 中都表现出杂种优势,*OsHsp20* 基因在不同品种中也表现出不同的表达趋势。Li 等<sup>[53]</sup>经研究发现水稻中 *GS5* 通过调节粒宽、灌浆速率和粒质量来控制粒度分布。*GS5* 编码一种假定的丝氨酸羧肽酶,并且作为粒度分布的正调节因子发挥作用,因此 *GS5* 的高表达与粒度分布相关。对 51 份来自不同地理区域的水稻材料的启动子区域进行测序,确定了 3 个与籽粒宽度相关的单倍体。结果表明,*GS5* 的自然变异有助于提高水稻的粒度多样性,并可能提高水稻和其他作物的产量。Zhu 等<sup>[54]</sup>基于重组自交系、测交群体和中亲杂种优势数据集,通过数量性状基因座图谱分析水稻产量杂种优势的遗传基础,利用简单重复序列(Simple sequence repeat, SSR)和序列标签位点(Sequence tag site, STSs)分子标记发现与每株圆锥花序数相关的 2 个 QTL 位点,分别为 *qNP2*、*qNP9*,与显性效应、超显性效应相关,并发现显性和超显性是水稻产量杂种优势的最重要因素,其中产量构成因素的累积效应发挥重要作用。Huo 等<sup>[55]</sup>经研究发现编码烯酰辅酶 A 水合酶/异构酶的粒数 1(*NOG1*)通过提高每穗粒数增加水稻产量,而且不会对每株穗数或粒质量产生负面影响,*NOG1* 的引入使缺失 *NOG1* 的水稻品种中花 17 的产量提高了 25.80%,*NOG1* 的过量表达使含 *NOG1* 的水稻品种特青的产量提高了 19.50%,*NOG1* 在增加籽粒数方面起着显著作用,但不改变抽穗期或结实率,说明 *NOG1* 可用于增加水稻产量。

随着水稻杂种优势机理研究的不断深入,越来越多的水稻杂种优势基因被克隆,也构建了相应的调控网络。Huang 等<sup>[19]</sup>利用 1 495 份杂交水稻品种及 17 套代表性遗传群体进行组学分析和田间表型鉴定,发现水稻产生的杂种优势是由已鉴定出的杂种优势基因位点决定的,这些遗传位点在杂合状态时大多表现出不完全显性,杂交  $F_1$  代产生了全新的基因型组合,实现了对水稻花期、株型、产量各要素的理想搭配,从而形成杂种优势。因此,研究人员今后应继续加强水稻种质资源中杂种优势相关优异等位基因的挖掘与利用,实现亲本材料的高效选育和组配,为分子设计杂交育种与培育强优势杂交水稻

新品种提供理论支撑。

### 3.3 大豆杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位

大豆同样具有较强的杂种优势,目前国内已审定杂交大豆品种近 40 个,其增产幅度为 5.3%~22.7%<sup>[10]</sup>。与已开展三十余年的大豆杂种优势利用研究相比,分子基础研究方面还相对比较薄弱。Zhang 等<sup>[56]</sup>通过转录组测序分析 2 个强优势大豆杂交种 HYBSOY-1、HYBSOY-5 及其亲本的差异基因表达情况时,发现调控种子发育相关代谢通路的关键基因与大豆杂种优势密切相关。

目前,在大豆中已有多个调控种子发育(如籽粒大小、百粒质量等)的相关基因被鉴定。在籽粒大小相关调控基因研究方面,Wang 等<sup>[57]</sup>通过对 800 多份不同基因型大豆材料的重测序数据进行分析,鉴定到 1 个调控籽粒大小的关键基因 *GmSWEET10a*,*GmSWEET10a* 与其同源等位基因 *GmSWEET10b* 都能转运蔗糖和己糖,有助于糖从种皮转运到胚,进而影响大豆籽粒大小,最终影响大豆产量。Duan 等<sup>[58]</sup>随后鉴定到了另一个决定大豆籽粒大小的关键基因 *GmSTO5*,并发现其通过调控 *GmSWEET10a* 的转录,从而正向调控籽粒大小。Singh 等<sup>[59]</sup>发现编码  $\omega$ -3 脂肪酸去饱和酶的 *GmFAD3* 可以控制大豆叶片和籽粒的大小,*GmFAD3* 沉默的植株表现出籽粒增大和叶片卷曲的特征,并可以在不影响种子蛋白质或脂肪含量的情况下提高单株产量。Nguyen 等<sup>[60]</sup>利用正向遗传方法和 CRISPR/Cas9 基因编辑技术鉴定到了另一个调控叶片和籽粒大小的基因 *GmKIX8-1*,它负调控细胞增殖,功能丧失的 *GmKIX8-1* 突变体的种子和叶子增大,使籽粒产量增加,从而提高单株产量。Zhu 等<sup>[61]</sup>则定位并克隆了 1 个基因 *GmSSS1* 编码 SPINDLY 同源物,*GmSSS1* 位于 19 号染色体上,*GmSSS1* 基因敲除导致大豆籽粒变小,而过表达则导致籽粒变大,从而影响大豆产量。百粒质量是大豆的重要产量性状之一,对杂种优势的充分发挥起到至关重要的作用。Lu 等<sup>[62]</sup>通过对来自野生大豆 ZYD7 和栽培大豆 HN44 杂交后代的重组自交系群体进行全基因组测序分析,鉴定到了 1 个控制大豆百粒质量的基因 *GmPP2C*,通过功能分析发现,该基因的优异等位基因 *PP2C-1* 能与油菜素内酯信号通路的转录因子 GmBZR1 等相互作用,通过去磷酸化将其激活,从而促进下游控制种子大小的基因表达,提高粒质量。



除了调控种子发育的相关基因可能与大豆杂种优势相关外,借鉴其他作物杂种优势基因的特点,分枝数、叶柄夹角等株型性状相关基因可能也决定大豆能否充分发挥杂种优势。Liang 等<sup>[63]</sup>对 2 409 份大豆种质的重测序数据进行了全基因组关联分析,发现 *Dt2* 基因除调控大豆结荚习性外,还可结合到 *GmAp1a* 和 *GmAp1d* 的启动子上并激活它们的转录,从而调控大豆分枝数。Gao 等<sup>[64]</sup>通过分析大豆叶柄夹角增大的 *Gmilpa1* 突变体,鉴定到了控制大豆叶柄夹角的 *GmILPA1* 基因,该基因编码 APC8-like 蛋白,主要在叶原基的基底细胞中表达,与 *GmAPC13a* 相互作用,通过优化大豆叶柄角度来改变大豆植株结构。

分子生物学技术的不断发展和组学技术的广泛应用,加速了大豆杂种优势相关基因克隆和机理研究的步伐。今后研究人员应加大相关优势基因在杂交大豆亲本中的挖掘和应用程度,明确优异亲本的基因组成及其遗传规律,充分发挥大豆杂种优势。

### 3.4 其他作物杂种优势相关候选基因挖掘及 QTL 定位

除上述研究外,在其他农作物中也开展了一些杂种优势相关候选基因挖掘及 QTL 定位研究。Zhou 等<sup>[65]</sup>以大麦品种 Baudin 和长粒野生大麦 Awcs276 为试验材料,在同一地点进行了 3 年的重组自交系群体鉴定。使用 1 832 个全基因组多样性阵列技术标记构建高密度遗传连锁图谱,总跨度为 927.07 cM,平均间隔约为 0.49 cM,发现控制大麦粒长的 2 个主要位点 *LEN-3H* 和 *LEN-4H*。王洋坤<sup>[66]</sup>检测到 *qFS-D3-1*、*qFS-A9-1*、*qFS-A7-1* 等 13 个与陆地棉纤维强度相关的 QTL 位点,将纤维强度 QTL 位点定位在 17 号染色体 24.347 cM 至 25.489 cM 之间,并克隆了相关基因 *GhUBX*。Kohel 等<sup>[67]</sup>通过组配陆地棉 TM-1 和海岛棉 37-9,从  $F_2$  群体中鉴定到 *Sf-1*、*Ff-1*、*Lf-1* 等 13 个与品质性状相关的 QTL 位点,其中 *Sf-2*、*Sf-4*、*Lf-2* 会使棉花的纤维强度和纤维长度降低。Ma 等<sup>[68]</sup>在陆地棉中共检测到 16 个与株高有关的 QTL 位点,发现加性效应、部分显性效应和超显性效应决定了陆地棉株高的杂种优势,并且影响与环境相互作用的上位效应和 QTL 位点。Lan 等<sup>[69]</sup>定位了甘蓝中 *DwF3*、*DwF8*、*ACL5* 等与植株大小有关的 QTL 位点。李幸<sup>[70]</sup>则定位了甘蓝中产量超亲优势的重要 QTL 位点 *qTBy3.1*,其处于控

制产量杂种优势的重要染色体区段。Krieger 等<sup>[18]</sup>克隆了可使番茄产量提高 60% 以上的杂种优势基因 *SFT*,发现其不同环境和遗传背景下对产量都能产生杂种优势,且研究结果表明几个性状以多效性方式整合以驱动杂种优势。Frery 等<sup>[71]</sup>在番茄 2 号、3 号和 8 号染色体上分别定位到 3 个控制果实质量的 QTL 位点(*fsz2b.1*、*fsz3.1* 和 *fs8.1*),在 3 号染色体上还定位到 1 个控制果实质量的 QTL 位点(*fiv3.1*)。Rao 等<sup>[72]</sup>在苦瓜中鉴定到了 *qFL1*、*qFD1*、*qFW1*、*qFT14*、*qFN5*、*qYD1* 等与果实长度、直径、质量、果肉厚度、每株果实数、每株产量性状相关的 19 个 QTL 位点,其中大部分位于 20 号染色体连锁群的相邻区域,这为苦瓜品种改良中的标记辅助选择和杂种优势利用提供了重要依据。

## 4 总结与展望

目前,农作物杂种优势相关基因挖掘及 QTL 定位主要集中在玉米、水稻、大豆、棉花等大田农作物中,另外在经济作物中也有一些相关报道。本文对其中重要基因位点进行了归纳,具体见表 1。

作物杂种优势利用<sup>[73-77]</sup>对农业发展和世界粮食安全具有重大意义,明确杂种优势的遗传基础可以充分发挥、利用杂种优势。随着越来越多的杂种优势 QTL 位点被挖掘和相关基因被克隆,我们对杂种优势形成和作用的分子机理有了更加系统的认识,这极大地加快了解析作物杂种优势遗传基础的步伐。然而众多关于作物杂种优势 QTL 定位的研究发现,影响杂种优势的主效位点 QTL 较少,而微效位点较多。因此,有研究人员得出杂种优势是由微效位点控制的结论,且易受环境因素的影响,这给杂种优势遗传基础解析增加了难度,也是目前杂种优势位点挖掘和 QTL 定位研究推进较慢的因素之一,导致很多杂种优势基因仍未被克隆。因此,在今后研究中,采用多环境的表型鉴定、单一的遗传环境、明确有效的度量指标是准确挖掘和定位杂种优势位点的必备条件。

另外,随着高通量测序技术和组学分析的广泛应用,作物杂种优势与表观遗传学<sup>[78-79]</sup>、转录组学<sup>[56,80]</sup>、代谢组学<sup>[81-82]</sup>、蛋白质组学<sup>[83]</sup>等的联系被逐步揭示,杂种优势相关基因挖掘与 QTL 定位同高通量测序、大数据分析相结合,将会推动作物杂种优势分子机理研究不断发展,也为我们更全面、深入地解析杂种优势遗传基础提供了理论和技术支撑。

表 1 主要农作物中杂种优势相关数量性状基因座 (QTL) 位点及基因

Table 1 Heterosis related quantitative trait loci (QTLs) and genes in major crops

农作物	杂种优势性状	杂种优势相关 QTL 位点/基因	参考文献
玉米 ( <i>Zea mays</i> )	行粒数、产量	<i>HKPR7b</i> 、 <i>hGY7b</i>	[29]
	产量	<i>ZmSMK9</i> 、 <i>ZmSRL5</i>	[26]
	轴粗、粒深	<i>qCD-4.1</i> 、 <i>qKD-1.1</i>	[27]
	穗行数	<i>FEA2</i>	[24]、[25]
	籽粒长度	<i>qkL1a</i> 、 <i>qkL2a</i> 、 <i>qkL5a</i> 、 <i>qkL5b</i> 、 <i>qkL6a</i> 、 <i>qkL8a</i> 、 <i>qkL9a</i>	[28]
	粒质量	<i>qGW1.05</i>	[30]
	雄穗分枝数	<i>ub3</i>	[31]
	穗宽	<i>hlEW2b</i>	[33]
	开花期、籽粒大小	<i>ZmEMF1L1</i> 、 <i>ZmKW10</i> 、 <i>ZmKOB1</i>	[34]
	粒形及果穗形态	<i>ZmKL9</i>	[35]
	叶片形态	<i>ZmLNG1</i>	[36]
水稻 ( <i>Oryza sativa</i> )	产量	<i>GW2</i>	[37]
	产量	<i>qGY2-1</i> 、 <i>LPK</i>	[38]
	产量	<i>DEP1</i>	[40]
	直立圆锥花序、产量	<i>EP</i>	[41]
	产量	<i>LRK1</i>	[42]
	抗倒伏、产量	<i>IPA1</i>	[43]
	粒质量、产量	<i>GS5</i>	[53]
	产量	<i>RH8</i>	[49]
	产量	<i>are1-1</i>	[50]
	产量	<i>GW3p6</i>	[51]
	粒宽	<i>qSW5</i>	[39]
	营养生长及生殖生长	<i>OsHsp20</i>	[52]
	产量、抽穗期、株高	<i>Ghd8</i>	[46]
	抗倒伏	<i>SCM2</i>	[45]
	穗大小、粒形等	<i>DEP3</i>	[47]
	抽穗期、株高和穗粒数	<i>Ghd7</i>	[48]
	每株圆锥花序数	<i>qNP2</i> 、 <i>qNP9</i>	[54]
	产量	<i>NOG</i>	[55]
大豆 ( <i>Glycine max</i> )	籽粒大小	<i>GmSWEET10a</i>	[57]
	籽粒大小	<i>GmST05</i>	[58]
	叶片与籽粒大小	<i>GmFAD3</i>	[59]
	叶片与籽粒大小	<i>GmKIX8-1</i>	[60]
	籽粒大小	<i>GmSSS1</i>	[61]
	粒质量	<i>PP2C</i>	[62]
	分枝数	<i>Dt2</i>	[63]
	叶柄夹角	<i>GmILPA1</i>	[64]
大麦 ( <i>Hordeum vulgare</i> )	粒长	<i>LEN-3H</i> 、 <i>LEN-4H</i>	[65]
陆地棉 ( <i>Gossypium hirsutum</i> )	纤维强度	<i>qFS-D3-1</i> 、 <i>qFS-A9-1</i> 、 <i>qFS-A7-1</i> 等 13 个 QTL 位点以及 <i>GhUBX</i>	[66]
	纤维强度、纤维长度、纤维细度	<i>Sf-1</i> 、 <i>Ff-1</i> 、 <i>Lf-1</i> 等 13 个 QTL 位点	[67]
	株高	<i>qPH-Chr9-2</i> 、 <i>qPHChr19-4</i> 、 <i>qPH-Chr22-4</i> 等 16 个 QTL 位点	[68]
甘蓝 ( <i>Brassica oleracea</i> )	植株大小	<i>DwF3</i> 、 <i>DwF8</i> 、 <i>ACL5</i> 等 47 个 QTL 位点	[69]
	产量	<i>qTBy3.1</i>	[70]
番茄 ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	产量	<i>SFT</i>	[18]
	果实质量	<i>fsz2b.1</i> 、 <i>fsz3.1</i> 、 <i>fs8.1</i> 、 <i>fw3.1</i>	[71]
苦瓜 ( <i>Momordica charantia</i> )	果实长度、果实直径、果实质量、果肉厚度、每株果实数、产量	<i>qFL1</i> 、 <i>qFD1</i> 、 <i>qFW1</i> 、 <i>qFT14</i> 、 <i>qFN5</i> 、 <i>qYD1</i> 等 19 个 QTL 位点	[72]

QTL: 数量性状基因座。

## 参考文献:

- [1] 卢庆善,孙毅,华泽田. 农作物杂种优势[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2001.
- [2] SCHNABLE P S, SPRINGER N M. Progress toward understanding heterosis in crop plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013,64:71-88.
- [3] 聂虎帅. 玉米杂种优势相关基因的克隆与功能分析[D]. 长春:吉林大学,2015.
- [4] SHULL G H. The composition of a field of maize[J]. Journal of Heredity, 1908,4(1):296-301.
- [5] KUTKA F J, SMITH M E. How many parents give the highest yield in predicted synthetic and composite populations of maize? [J]. Crop Science, 2007,47(5):1905-1913.
- [6] CROW J F. Ninety years ago: the beginning of hybrid maize[J]. Genetics, 1998,148:923-928.
- [7] CHENG S H, ZHUANG J Y, FAN Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticated in China[J]. Annals of Botany, 2007,100(5):959-966.
- [8] GIRKE A, SCHIERHOLT A, BECKER H C. Extending the rapeseed gene pool with resynthesized *Brassica napus* II: heterosis[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012,124(6):1017-1026.
- [9] DONG J, WU F B, JIN Z Q, et al. Heterosis for yield and some physiological traits in hybrid cotton Cikangza 1 [J]. Euphytica, 2006,151:71-77.
- [10] 孙妍妍,赵丽梅,张伟,等. 大豆杂种优势利用研究进展[J]. 大豆科技, 2021(6):26-35.
- [11] BRUCE A H. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor[J]. Science, 1910. DOI: 10.1126/science.32.827.627.b.
- [12] CROW J F. Alternative hypotheses of hybrid vigor[J]. Genetics, 1948,33:477-487.
- [13] DAVENPORT C B. Degeneration albinism and inbreeding[J]. Science, 1908. DOI:10.1126/science.28.718.454.c.
- [14] JONES D F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis[J]. Genetics, 1917,2:466-479.
- [15] XIAO J, LI J, YUAN L, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers[J]. Genetics, 1995,140(2):745-754.
- [16] LI L Z, LU K Y, CHEN Z M, et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids [J]. Genetics, 2008,180(3):1725-1742.
- [17] BIRCHLER J A, AUGER D L, RIDDLE N C. In search of the molecular basis of heterosis[J]. The Plant Cell, 2003,15(10):2236-2239.
- [18] KRIEGER U, LIPPMAN Z B, ZAMIR D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato[J]. Nature Genetics, 2010,42(5):459-463.
- [19] HUANG X H, YANG S H, GONG J Y, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice[J]. Nature, 2016,537:629-633.
- [20] MINVIELLE F. Dominance is not necessary for heterosis: a two-locus model[J]. Genetics Research, 1987,49(3):245-247.
- [21] SCHNELL F W, COCKERHAM C C. Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis[J]. Genetics, 1992,131:461-469.
- [22] YU S B, LI J X, XU C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997,94(17):9226-9231.
- [23] WOLF D P, HALLAUER A R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize[J]. Crop Science, 1997,37(3):763-770.
- [24] TAGUCHI-SHIOBARA F, YUAN Z, HAKE S, et al. The *fasciated ear 2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize[J]. Genes and Development, 2001,15(20):2755-2766.
- [25] BOMMERT P, NAGASAWA N S, JACKSON D. Quantitative variation in maize kernel row number is controlled by the *fasciated ear 2* locus[J]. Nature Genetics, 2013,45(3):334-337.
- [26] 潘振远. 两个玉米产量性状基因 *ZmSMK9* 和 *ZmSRL5* 的克隆及功能分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2020.
- [27] 曹晓良,翟立红,刘瑞响,等. 玉米八个产量相关性状的 QTL 鉴定[J]. 河北农业大学学报, 2012,35(5):1-8.
- [28] JIANG L, GE M, ZHAO H, et al. Analysis of heterosis and quantitative trait loci for kernel shape related traits using triple testcross population in maize[J]. PLoS One, 2015,10(4):e0124779.
- [29] 彭倩,薛亚东,张向歌,等. 利用单片段代换系测交群体定位玉米产量相关性状的杂种优势位点[J]. 作物学报, 2016,42(4):482-491.
- [30] ZHOU Q, DONG Y B, SHI Q L, et al. Verification and fine mapping of *qGW1.05*, a major QTL for grain weight in maize (*Zea mays* L.) [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2017,292(4):871-881.
- [31] CHUCK G S, BROWN P J, MEELEY R, et al. Maize SBP-box transcription factors unbranched2 and unbranched3 affect yield traits by regulating the rate of lateral primordia initiation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014,111(52):18775-18780.
- [32] LIU H J, WANG Q, CHEN M J, et al. Genome-wide identification and analysis of heterotic loci in three maize hybrids[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020,18(1):185-194.
- [33] SHI X, ZHANG X H, SHI D K, et al. Dissecting heterosis during the ear inflorescence development stage in maize via a metabolomics-based analysis[J]. Scientific Reports, 2019,9(1). DOI:10.1038/s41598-018-36446-5.
- [34] LI C H, GUAN H H, JING X, et al. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding[J]. Nature Plants, 2022,8(7):750-763.
- [35] GONG D, WANG Y, ZHANG H, et al. Overexpression of *ZmKL9* increases maize hybrid hundred kernel weight[J]. Plant Biotech-



- nology Journal, 2022, 21(3): 451-453.
- [36] WANG Q, FAN J, CONG J, et al. Natural variation of *ZmLNG1* alters organ shapes in maize[J]. New Phytologist, 2022, 237(2): 471-482.
- [37] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. Nature Genetics, 2007, 39(5): 623-630.
- [38] HE G M, LUO X J, TIAN F, et al. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice[J]. Genome Research, 2006, 16(5): 618-626.
- [39] SHOMURA A, IZAWA T, EBANA K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40(8): 1023-1028.
- [40] HUANG X Z, QIAN Q, LIU Z B, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. Nature Genetics, 2009, 41(4): 494-497.
- [41] WANG J Y, NAKAZAKI T, CHEN S Q, et al. Identification and characterization of the erect-pose panicle gene *EP* conferring high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(1): 85-91.
- [42] ZHA X J, LUO X J, QIAN X Y, et al. Over-expression of the rice *LRKI* gene improves quantitative yield components[J]. Plant Biotechnology Journal, 2009, 7(7): 611-620.
- [43] JIAO Y Q, WANG Y H, XUE D W, et al. Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice[J]. Nature Genetics, 2010, 42(6): 541-544.
- [44] WANG J, ZHOU L, SHI H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice[J]. Science, 2018. DOI: 10.1126/science.aat7675.
- [45] OOKAWA T, HOBO T, YANO M, et al. New approach for rice improvement using a pleiotropic QTL gene for lodging resistance and yield[J]. Nature Communications, 2010. DOI: 10.1038/ncomms1132.
- [46] YAN W H, WANG P, CHEN H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice [J]. Molecular Plant, 2011, 4(2): 319-330.
- [47] QIAO Y L, PIAO R H, SHI J X, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of *dense and erect panicle 3*, *DEP3*, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(7): 1439-1449.
- [48] 翁小煜. 水稻多效性基因 *Ghd7* 的克隆和功能分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [49] LI D Y, HUANG Z Y, SONG S H, et al. Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(41): E6026-E6035.
- [50] WANG Q, NIAN J, XIE X, et al. Genetic variations in *ARE1* mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice[J]. Nature Communications, 2018. DOI: 10.1038/s41467-017-02781-w.
- [51] WANG C S, TANG S C, ZHAN Q L, et al. Dissecting a heterotic gene through GradedPool-Seq mapping informs a rice-improvement strategy [J]. Nature Communications, 2019. DOI: 10.1038/s41467-019-11017-y.
- [52] 欧阳亦琳. 水稻广亲和基因 *S5-n* 和光敏核不育基因 *pms3* 功能分析及作用机理研究以及水稻 *Hsp20* 基因家族分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [53] LI Y B, FAN C C, XING Y Z, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice [J]. Nature Genetics, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [54] ZHU Y J, HUANG D R, FAN Y Y, et al. Detection of QTLs for yield heterosis in rice using a RIL population and its testcross population [J]. International Journal of Genomics, 2016. DOI: 10.1155/2016/2587823.
- [55] HUO X, WU S, ZHU Z F, et al. *NOG1* increases grain production in rice[J]. Nature Communications, 2017. DOI: 10.1038/s41467-017-01501-8.
- [56] ZHANG C B, LIN C J, FU F Y, et al. Comparative transcriptome analysis of flower heterosis in two soybean  $F_1$  hybrids by RNA-seq [J]. PLoS One, 2017, 12(7): e0181061.
- [57] WANG S D, LIU S L, WANG J, et al. Simultaneous changes in seed size, oil content, and protein content driven by selection of *SWEET* homologues during soybean domestication [J]. National Science Review, 2020. DOI: 10.1093/nsr/nwaa110/5847698.
- [58] DUAN Z B, ZHANG M, ZHANG Z F, et al. Natural allelic variation of *GmSTO5* controlling seed size and quality in soybean [J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(9): 1807-1818.
- [59] SINGH A K, FU D Q, EL-HABBAK M, et al. Silencing genes encoding  $\omega$ -3 fatty acid desaturase alters seed size and accumulation of bean pod mottle virus in soybean [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2011, 24(4): 506-515.
- [60] NGUYEN C X, PADDOCK K J, ZHANG Z Y, et al. *GmKIX8-1* regulates organ size in soybean and is the causative gene for the major seed weight QTL *qSw17-1* [J]. New Phytologist, 2021, 229(2): 920-934.
- [61] ZHU W W, YANG C, YONG B, et al. An enhancing effect attributed to a nonsynonymous mutation in *SOYBEAN SEED SIZE 1*, a *SPINDLY*-like gene, is exploited in soybean domestication and improvement [J]. New Phytologist, 2022, 236(4): 1375-1392.
- [62] LU X, XIONG Q, CHENG T, et al. A *PP2C-1* allele underlying a quantitative trait locus enhances soybean 100-seed weight [J]. Molecular Plant, 2017, 10(5): 670-684.
- [63] LIANG Q, CHEN L, YANG X, et al. Natural variation of *Dt2* determines branching in soybean [J]. Nature Communications, 2022. DOI: 10.1038/s41467-022-34153-4.
- [64] GAO J, YANG S, CHENG W, et al. *GmILPA1*, encoding an APC8-like protein, controls leaf petiole angle in soybean [J]. Plant Physiology, 2017, 174(2): 1167-1176.

- [65] ZHOU H, LIU S H, LIU Y J, et al. Mapping and validation of major quantitative trait loci for kernel length in wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) [J]. BMC Genetics, 2016. DOI: 10.1186/s12863-016-0438-6.
- [66] 王洋坤. 陆地棉高强纤维 QTL(*qFSD03*)的精细定位与候选基因的克隆[D]. 南京:南京农业大学, 2016.
- [67] KOHEL R J, YU J, PARK Y H, et al. Molecular mapping and characterization of traits controlling fiber quality in cotton[J]. Euphytica, 2001, 121(2): 163-172.
- [68] MA L L, IJAZ B, WANG Y M, et al. Dynamic QTL analysis and validation for plant height using maternal and paternal backcrossing populations in upland cotton[J]. Euphytica, 2018, 214(9): 167-184.
- [69] LAN T H, PATERSON A H. Comparative mapping of QTLs determining the plant size of *Brassica oleracea* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(2): 383-397.
- [70] 李幸. 甘蓝产量相关性状的遗传解析和 QTL 定位[D]. 北京:中国农业科学院, 2019.
- [71] FRARY A, FULTON T M, ZAMIR D, et al. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* × *L. pennellii* cross and identification of possible orthologs in the Solanaceae[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(3): 485-496.
- [72] RAO P G, BEHERA T K, GAIKWAD A B, et al. Genetic analysis and QTL mapping of yield and fruit traits in bitter melon (*Momordica charantia* L.) [J]. Scientific Reports, 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-83548-8.
- [73] 何旭东, 隋德宗, 王红玲, 等. 中国柳树遗传育种研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 51-63.
- [74] 杨美丽, 鹿红卫, 程建梅, 等. 玉米杂交种产量性状杂种优势及其与亲本自交系的相关研究[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(4): 63-68.
- [75] 韦金菊, 周会, 李海碧, 等. 广西近 40 年甘蔗种质资源引进及利用[J]. 南方农业学报, 2021, 52(2): 280-287.
- [76] 肖熙鸥, 林文秋, 陈卓, 等. 马铃薯抗青枯病育种研究进展[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(5): 1344-1351.
- [77] 吕玉茹, 李造哲, 马青枝, 等. 披碱草和野大麦及其杂交新品系苗期抗旱性[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(7): 160-164.
- [78] MA X, XING F, JIA Q, et al. Parental variation in CHG methylation is associated with allelic-specific expression in elite hybrid rice [J]. Plant Physiology, 2021, 186(2): 1025-1041.
- [79] CHEN L Y, ZHU Y Y, REN X B, et al. Heterosis and differential DNA methylation in soybean hybrids and their parental lines[J]. Plants, 2022. DOI: 10.3390/plants11091136.
- [80] KONG X P, CHEN L, WEI T Z, et al. Transcriptome analysis of biological pathways associated with heterosis in Chinese cabbage [J]. Genomics, 2020, 112(6): 4732-4741.
- [81] DAN Z W, CHEN Y P, LI H, et al. The metabolomic landscape of rice heterosis highlights pathway biomarkers for predicting complex phenotypes[J]. Plant Physiology, 2021, 187(2): 1011-1025.
- [82] LI Z, ZHU A, SONG Q, et al. Temporal regulation of the metabolome and proteome in photosynthetic and photorespiratory pathways contributes to maize heterosis[J]. The Plant Cell, 2020. DOI: 10.1105/tpc.20.00320.
- [83] BIRDSEYE D, DE BOER L A, BAI H, et al. Plant height heterosis is quantitatively associated with expression levels of plastid ribosomal proteins[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021. DOI: 10.1101/2021.02.16.431485.

(责任编辑:王妮)